

Analyse einer bemerkenswerten Population der Schnirkelschnecke *Cepaea* *hortensis* Müller

Boettger, Caesar R.

Veröffentlicht in:
Abhandlungen der Braunschweigischen
Wissenschaftlichen Gesellschaft Band 2, 1950, S.1-12



Friedr. Vieweg & Sohn, Braunschweig

Analyse einer bemerkenswerten Population der Schnirkelschnecke *Cepaea hortensis* Müller

Von Caesar R. Boettger

Analysis of a remarkable population of the garden snail, *Cepaea hortensis* Müller

Summary

1. *Cepaea hortensis* Müll. is more susceptible to irradiation by the sun than *Cepaea nemoralis* L. On sand dunes of the sea-shore in Germany the former species is commonly found only along the Baltic coast eastward from about the eastern 12° as well as it is the case in the north of Europe along the coast of Scotland. Such a sand dune population of *Cepaea hortensis* Müll., rather isolated, has been studied in the southeast of Rügen, an island at the south coast of the Baltic Sea, Germany.
2. Three groups of characters appear within this population:
 - a) Animals with shells without band or with five bands,
 - b) Pigmented animals and albinos,
 - c) Fusion of shell bands in a varying degree in some of the snails.
3. The distribution of the variants within the population and the breeding experiments demonstrated that the three groups of characters appear independently in individual animals and that the characters are not linked hereditary units.
4. Absence of bands is dominant over five bands, as it already had been shown by A. Lang in his classical experiments.
5. Absence of pigment is recessive to presence of pigment.
6. The fusion of the bands is controlled by more than one factor. This problem is not yet clear in every detail.
- a) The patterns, (12345), (123)(45), (12)3(45), (12)345, 12345, are an allelic series. Each of the different alleles is dominant over the following in the sequence indicated.
- b) Independent of the type of fusion of the different bands is the ability of the snails to have the bands separated or fused at different periods of growth. A series is indicated by the following variants which are dominant in the sequence given: early fusion of bands, late fusion of bands, no fusion of bands.
- c) According to experiments which were not quite completed, the quantity of pigment can be influenced phenotypically, but not the arrangement of pigment which is only controlled genotypically. In case of poor deposit of pigment, fused bands in their marginal zone may not be completely homogenous.
7. In the free-living population on Rügen, which has been studied, the number of albinos and of animals with fused bands is relatively small. The total of all variants with five bands is 25% of the population. The remaining 75% is without bands. It is concluded that one-half the population is homozygous, banded and unbanded in equal parts, and the other half heterozygous with absence of bands dominant. In spite of the different appearance, unbanded and five-banded snails seem to respond identically to environment. This population appears to be balanced.

Von den beiden vielfach an denselben Biotopen lebenden und oft zusammen vorkommenden Arten *Cepaea nemoralis* L. und *Cepaea hortensis* Müll. ist die hauptsächlich in Mitteleuropa verbreitete *Cepaea hortensis* Müll. emp-

findlicher gegen unmittelbare Sonnenbestrahlung als die besonders west-europäische, jedoch tief nach Mitteleuropa hinein ausgebreitete *Cepaea nemoralis* L.; letztere kommt auch im europäischen Teil des westlichen Mittelmeergebietes weit nach Süden hin vor*). Beide Arten bevorzugen allerdings Gelände mit reichem Pflanzenwuchs und leben sowohl in Wäldern als auch in Busch-gelände oder Gebieten mit üppigem Wuchs von Krautpflanzen; trockene Wiesen mit spärlichem Pflanzenwuchs werden im gemeinsamen Verbreitungs-gebiet aber fast stets nur von *Cepaea nemoralis* L. besiedelt. Diese Schnecke bevölkert nördlich der großen europäischen Kettengebirge in individuen-reichen Populationen auch die Dünengebiete im Bereich der Meeresküsten**) und ist gelegentlich bis an den oberen Rand der Gezeitenzone an den oft spärlichen Pflanzen zu finden; so beobachtete ich an der Küste der Insel Borkum von dieser Art eine Population, deren Bereich unmittelbar an den des marinen Prosobranchiers *Littorina (Algaroda) littorea* L. grenzte. An diesem Biotop ist wie in Westeuropa auch in der Küstenzone der südlichen Nordsee *Cepaea hortensis* Müll. nicht zu finden. Es wurde aber festgestellt, daß an der Ostküste Schottlands etwa vom Firth of Forth ab nordwärts bis in die Gegend von St. Cyrus in der Grafschaft Kincardine sowohl *Cepaea nemoralis* L. als auch *Cepaea hortensis* Müll. in gemischten Beständen die dortigen Sand-dünen besiedelt haben (4, pag. 7); dieses Gebiet liegt in der Zone der nörd-lichen Verbreitungsgrenze von *Cepaea nemoralis* L. auf den Britischen Inseln. Auch noch weiter nördlich des Vorkommens dieser Art bevölkert in Schott-land *Cepaea hortensis* Müll. das offene Dünengelände; so fand C. Oldham eine derartige Lebensweise von *Cepaea hortensis* Müll. am Nordende Schott-lands an den Küsten der Grafschaften Sutherland und Caithness¹¹⁾). Ähnliches ist auch bei dem Vorkommen der Cepaeen in Mitteleuropa beim Vordringen nach Osten zu beobachten. Die Sanddünen an den Meeresküsten der west-lichen Ostsee werden ebenso wie an der Nordsee häufig von *Cepaea nemoralis* L. besiedelt, während als Bewohner anderer Biotope, wie vor allem von Busch-gelände, auch *Cepaea hortensis* Müll. bis unmittelbar ans Meer reichen kann. An der deutschen Küste tritt aber etwa vom 12. östlichen Längengrad ab nach Osten, also ungefähr vom Breitling in Mecklenburg ab, *Cepaea hortensis* Müll. ebenfalls im Dünengelände häufig auf, allerdings seltener mit der anderen *Cepaea*-Art gemischt, wie das S. Jaekel in den Dünen bei Warnemünde beobachtet hat (3, pag. 173), als vielmehr meist in geschlossenen Populationen

*) Die Angaben über *Cepaea hortensis* Müll. südwärts der Alpen und von der Pyrenäenhalbinsel sind irrtümlich. Sie beruhen für Italien auf Albinos von *Cepaea nemoralis* L., die stellenweise gehäuft und in manchen Populationen sogar allein vorkommen können, für Spanien auf der westeuropäischen Mutante von *Cepaea nemoralis* L. mit ungefärbter Schalenmündung.

**) An den Küsten der Pyrenäen- und der Apenninhalbinsel tritt dagegen *Cepaea nemoralis* L. zurück und fehlt dort am Meer meist ganz. Vielleicht ist die Erwärmung infolge der intensiven Sonnenbestrahlung im offenen Gelände im Süden des Verbreitungsgebietes der Art doch zu stark. Umgekehrt meiden nach meinen Beobachtungen sowohl *Cepaea nemoralis* L. als auch *Cepaea hortensis* Müll. an der nördlichen Zone ihrer Verbreitungsgebiete dichte Wälder, besiedeln aber deren Südränder und bevorzugen offenes Gelände mit Gebüsch und größeren Kraut-pflanzen. Allerdings wird dort der Wald vielfach aus Fichte und Birke zusammen-gesetzt, in deren dichtere Bestände die Cepaeen auch sonst nur wenig einzudringen pflegen.

neben solchen von *Cepaea nemoralis* L. Letztere reicht an der Ostseeküste in ihrer natürlichen Ausbreitung weiter nach Osten als im Binnenland, doch ist sie vielerorts durch gärtnerische Anlagen des Menschen, besonders mit Fruchtsträuchern, ausgebreitet worden und im Osten die eigentliche „Gartenschnecke“.

Bei einem Aufenthalt auf der Insel Rügen an der Küste Vorpommerns im Jahre 1938 fiel mir eine auf einer Sanddüne lebende Population von *Cepaea hortensis* Müll. dadurch auf, daß ich in ihr bei ziemlich geringer Variantenzahl mehrere Albinos fand. Es wurde dann beschlossen, dieses Vorkommen der Art näher zu untersuchen. Der Fundort ist eine durch Anpflanzung von Strandhafer (*Ammophila arenaria* Roth) befestigte Düne unmittelbar am südlichsten Teil der Ostküste Rügens, östlich des Dorfes Thiessow, dessen Badestrand sie einsäumt. Nach Westen wird die Düne durch einen parallel zur Küste verlaufenden, meist aus Kiefern bestehenden schmalen Waldstreifen vom Binnenland der Insel abgeschlossen. Nach Norden verschmälert sich die Düne und geht dann in unbewachsenen Sandstrand über. Nach Süden schließt sich eine zerklüftete, steinige Küstenzone an, die teilweise mit Gebüsch und Bäumen bewachsen ist. Das Dünengelände ist also für Landschnecken ziemlich abgeschlossen, der Wald ist molluskenarm und wird vor allem nicht von *Cepaea hortensis* Müll. bewohnt; im Norden aber, wo der Wald näher ans Meer herantritt, leben auf dem reinen Sand keine Landschnecken. So sind eigentlich nur im Süden der Molluskenfauna der Düne keine scharfen Grenzen gesetzt. Die Schnecken auf der Düne sitzen bei trockenem Wetter meist an den spärlichen Pflanzen angeheftet. Nur nach Regen und starkem Tau kriechen die Tiere umher und sind zu größeren Ortsbewegungen befähigt, denn ein Kriechen auf trockenem Sand ist ihnen nicht möglich. Die Molluskenfauna der Sanddüne besteht in der Hauptsache aus *Cepaea hortensis* Müll.; auch nach Süden bricht diese Art mit der Düne ziemlich unvermittelt ab, um dann erst weiter entfernt im Buschgelände wieder aufzutreten, doch in merklich geringerer Besiedlungsdichte. Recht häufig ist außerdem *Arion (Arion) rufus* L. in der schwarzen Form, doch durchaus nicht so massenhaft vertreten wie *Cepaea hortensis* Müll. Nach Regen kriecht die Nacktschnecke zahlreich umher, vor allem auf den Wegen über die Düne; nach Süden nimmt sie an Zahl noch zu. Regelmäßig ist auf der Düne ferner noch *Trichia (Trichia) hispida* L. zu finden, vereinzelt auch *Deroceras agreste* L. und *Cochlicopa lubrica* Müll. Am Südrand der Düne konnte eine Kolonie von *Vertigo (Vertigo) pygmaea* Drap. festgestellt werden. Ferner wurden im südlichen Teil der Düne mehrfach einzelne Exemplare von *Bradybaena (Fruticicola) fruticum* Müll. und *Perforatella (Monachoides) incarnata* Müll. angetroffen, welche beiden Vertreter der Buschfauna weiter nach Süden in Mengen beobachtet wurden. Nicht weit entfernt vom Südteil der Düne fand sich außerdem *Euomphalia (Euomphalia) strigella* Drap. nicht selten. *Cepaea nemoralis* L. war dagegen auf der Düne wie in ihrer unmittelbaren Umgebung nicht vorhanden; sie wurde erst weiter westlich des Waldstreifens in den Anlagen einer kleinen Gärtnerei zwischen dem Wald und dem Kurhaus gefunden, wo die Tiere hauptsächlich an den *Ribes*-Büschen saßen und zwar sowohl an Johannisbeersträuchern (*Ribis*) (*Ribes rubrum* L.) als auch an solchen der Stachelbeere (*Ribes grossularia* L.). Auch weiter entfernt fand sich *Cepaea nemoralis* L.

gelegentlich im Dorf, doch stets in Gärten und meist an den Sträuchern der *Ribes*-Arten, mit denen die Schnecke als Glied der Adventivfauna wohl eingeschleppt worden ist. Häufig war die Art 1938 nirgends. In der erwähnten Gärtnerei wurden im Verlauf mehrerer Tage bloß 35 Exemplare gesammelt, die nach Abschluß der Untersuchung wieder an ihren Standort ausgesetzt wurden. Schon die verhältnismäßig große Variantenzahl dieser kleinen Populationen, die im ganzen aus 8 verschiedenen Bändervariationen sowie neben gelbgefärbten auch aus roten Schalen besteht, läßt vermuten, daß sie wahrscheinlich erst in jüngerer Zeit entstanden ist. Im einzelnen setzte sich die Population folgendermaßen zusammen:

2 Exemplare	12345	(davon 2 rot)
1	„	(12)3(45)
2	„	(123)(45)
2	„	(12345) („ 2 „)
7	„	00345 („ 7 „)
4	„	003(45) („ 1 „)
14	„	00300 („ 9 „)
3	„	00000 („ 2 „)
35 Exemplare		(davon 23 rot)

Die Population von *Cepaea hortensis* Müll. auf der Sanddüne, die meine Aufmerksamkeit erregt hatte, war ganz anders und weniger verschiedenartig zusammengesetzt als diejenige von *Cepaea nemoralis* L. Trotz erheblich größerer Individuenzahl konnten im ganzen nur 7 Bändervariationen und davon allein 2 in beträchtlicher Anzahl festgestellt werden; es ist auch kaum anzunehmen, daß weitere derartige Varianten der Beobachtung entgangen sind. Ferner kommt an diesem Standort *Cepaea hortensis* Müll. allein mit gelben, niemals mit roten Schalen vor; allerdings wird dadurch eine größere Mannigfaltigkeit in der Zahl der Varianten erreicht, daß ein gewisser Bestand von Albinos in der Population vorhanden ist.

Zur Aufnahme der Population wurde das Dünengelände systematisch abgesucht und alle lebenden Exemplare von *Cepaea hortensis* Müll. eingesammelt und die ausgewachsenen Tiere gezählt. Deren Zahl war mit 800 ziemlich erschöpft, und das Sammeln weiterer Schnecken wurde dann eingestellt. Die leeren Schalen wurden nicht berücksichtigt, um das Verhältnis der gleichzeitig lebenden Varianten aus einem möglichst kleinen Zeitraum zu erlangen; ferner lassen sich bei verwitterten Schalen bänderlose Albinos von ungeänderten Schalen pigmentierter Tiere nicht unterscheiden. Auch die noch nicht ausgewachsenen Schnecken, also alle, die noch keinen verstärkten Mundsaum an der Schale ausgebildet hatten, wurden nicht mitgezählt, da an ihnen häufig die später beibehaltene Trennung oder das Zusammenfließen der Schalenbänder nicht immer im voraus beurteilt werden kann. Als nachher die bemerkenswerte Zusammensetzung der Population erkannt worden war und der Entschluß gefaßt wurde, sie durch Zuchtversuche weiter zu überprüfen, wurden die Jungschnecken als wichtiges Ausgangsmaterial für die Zuchten zurückgehalten und sogar noch durch eine Nachsuche nach weiteren Tieren vermehrt. Da nämlich die Cepaeen erst nach Abschluß des Schalenwachstums geschlechtsreif werden, hat man in den Jungschnecken Tiere, die noch nicht kopuliert haben und die entsprechend verwertet werden können,

während erwachsene Tiere aus dem Freiland möglicherweise bereits Sperma von Artgenossen enthalten und man erst die aus ihren Eiern gewonnene Nachzucht zum Ansetzen von Zuchten verwerten kann. Nach Zurückhalten eines ausreichenden Bestandes an Jungschnecken für die Zuchten und von ausgewachsenen Tieren als Belegmaterial wurden die eingesammelten Schnecken an einem Regentag wieder auf der Düne durch Ausstreuen in Freiheit gesetzt. Vielleicht ist jedoch dadurch eine gewisse Veränderung in der Zusammensetzung der Populationen hervorgerufen worden, daß von den Jungschnecken alle diejenigen mit zusammenfließenden Bändern und sämtliche Albinos für die Zuchtversuche zurückgehalten wurden, ferner als Belegexemplare mehr ausgewachsene Schnecken mit verschmolzenen Bändern und solche ohne Pigment, als wie sie im Verhältnis zu den häufigeren Varianten stehen; doch wurden keine der in der Population enthaltenen Mutanten ganz herausgenommen.

Die Prüfung der Dünenpopulation von *Cepaea hortensis* Müll. ergab folgenden Bestand an ausgewachsenen lebenden Tieren:

171 Exemplare	12345	(davon 10 Albinos)
23	„ (12)345	(„ 4 „)
3	„ (123)45	(„ 1 „)
2	„ (12)3(45)	
5	„ (123)(45)	(„ 2 „)
2	„ (12345)	
594	„ 00000	(„ 19 „)
800 Exemplare		(davon 36 Albinos)

Über die Beschaffenheit der Schalen ist noch folgendes zu bemerken. Unter den pigmentierten Tieren ist die Schale der ungebänderten Exemplare ausnahmslos tief kanariengelb gefärbt, während bei den gebänderten die Grundfarbe durchweg sehr viel heller gelb ist. Es hat also den Anschein, als ob bei den beiden Gruppen hauptsächlich die Art der Ablagerung von Farbstoff, weniger dessen Menge verschieden ist. Die Schale der Albinos ist rahmfarbig, und zwar ist die Färbung vollkommen gleich bei gebänderten und ungebänderten Exemplaren; an ihr können auch die ungebänderten Albinos stets leicht an der Schale von den pigmentierten Tieren unterschieden werden. Die bei den Schnecken mit Pigment kastanienbraune Bänderung der Schale ist bei den gebänderten Albinos hyalin. Die Unterscheidung der verschiedenen Varianten mit verschmolzenen Bändern ist nicht scharf, denn der Grad der Verschmelzung ist recht verschieden. Auch sind Tiere zu finden, bei denen die Bänder zunächst voneinander getrennt verlaufen, um dann erst bei weiterem Wachstum der Schale zu verschmelzen. Es wurden bei der vorliegenden Untersuchung diejenigen Bänder als verschmolzen angesehen, die bereits vor der Schalenmündung während annähernd einer Windung vereinigt sind. Doch soll nicht verhehlt werden, daß diese Einteilung der gleitend ineinander übergehenden Formen künstlich ist, aber deshalb gewählt werden mußte, um die Tiere überhaupt klassifizieren zu können.

Bei Betrachtung des vorliegenden Materials von *Cepaea hortensis* Müll. fällt auf, daß eigentlich nur drei Merkmale innerhalb der Population verschieden sind. Es sind nur Schnecken mit bänderlosen Schalen und solche mit 5 Schalenbändern vorhanden, die allerdings bei manchen Exemplaren in

verschiedenem Grad miteinander verschmolzen sein können. Solche gebänderte wie auch ungebänderte Schalen treten sowohl bei pigmentierten als auch bei albinotischen Tieren auf. Ebenso gibt es die Verschiedenheit im Grad des Zusammenfließens der Schalenbänder bei pigmentierten Schnecken und bei Albinos¹. Diese 3 Merkmale, Vorhandensein oder Fehlen von 5 Bändern, Vorhandensein oder Fehlen von Pigment, sowie der verschiedene Grad in der Verschmelzung der Schalenbänderung scheinen also unabhängig voneinander bei Exemplaren der Population aufzutreten und nicht etwa irgendwie miteinander gekoppelt zu sein²).

Durch einige Zuchtversuche sollte zur Klärung der Stellung der einzelnen Varianten innerhalb der Population beigetragen werden. Es wurden hierzu die bereits erwähnten Jungschnecken verwendet, die bei der Aufnahme des Bestandes der Population mitgesammelt worden waren. Sie wurden im Lauf des Jahres 1939 geschlechtsreif und zu Beginn der Ausbildung des Mundsaumes der Schale bei den ersten dieser Schnecken entsprechend der beabsichtigten Kopulationen paarweise isoliert. Als Zuchtbehälter dienten Holzkäfige mit Drahtgittern, wie sie bereits früher von mir verwendet worden sind²). Diese Käfige standen im Sommer im Freiland, wo sie durch ein Schutzdach vor den Unbilden der Witterung geschützt werden konnten. Im Winter wurden die Behälter auf Gestellen in einem frostfreien Keller aufbewahrt. Gefüttert wurde wieder hauptsächlich mit gelben Rüben, Salat und vorher in Wasser getauchten rohen Makkaroni. Da erfahrungsgemäß die *Cepaea*-Arten in der Gefangenschaft oft schon in der zweiten Generation an Fruchtbarkeit einbüßen²) und im allgemeinen schwieriger zu züchten sind als die meisten anderen einheimischen Landschnecken, vor allem als die gewöhnlich leicht zu haltenden Nacktschnecken, wurde bei den neuen Versuchen zur Aufzucht der größeren Jungtiere bis zur Geschlechtsreife teilweise während der Sommermonate von einer Reihe von Freilandkäfigen Gebrauch gemacht. Bereits im Boden wachsende *Ribes*-Sträucher wurden zurückgeschnitten und mit Drahtgitterkäfigen umgeben, die bis in die Erde hineinreichten; dem Boden wurde Kalk zugesetzt. Futter wurde den Tieren dort ebenfalls gereicht. Diese Käfige bewährten sich durchaus; die Schnecken gediehen in ihnen wohl nicht schlechter als die im Freiland lebenden Artgenossen, und die Sterblichkeit war geringer als in den Holzkäfigen. Leider konnten wegen des er-

*) Daß unter den erblichen Merkmalen, wie sie bei den *Cepaeen* zahlreich zu beobachten sind, manche Faktoren miteinander gekoppelt sein müssen, und daß auch ein Faktorenaustausch in Zusammenhang mit einem Auswechseln von Chromosomenstücken vorkommen wird, ist verständlich und für *Cepaea nemoralis* L. bereits durch C. Diver und R. A. Fisher wahrscheinlich gemacht worden (*; *). Diese Verhältnisse bieten der Forschung noch ein weites Feld der Betätigung. Dabei ist vielleicht zu erwähnen, daß auch in den Freilandpopulationen recht auffällige Beobachtungen in dieser Hinsicht gemacht werden können. So sind mitunter gewisse Bänderungen der Schale von *Cepaea* an manchen Orten an eine bestimmte Grundfärbung der Schale gebunden, an anderen Fundorten dagegen nicht. So fand ich bei *Cepaea nemoralis* L. beispielsweise die Bänderung 00300, die an vielen Fundstellen sowohl bei gelben wie bei roten Schalen vorkommen kann, in einzelnen Populationen nur bei gelben Schalen, in einer anderen (bei Potsdam) nur bei roten Schalen, obwohl in den betreffenden Populationen Exemplare mit der anderen Schalenfärbung vorhanden waren, jedoch stets mit anderen Bändervarianten. Die hier obwaltenden Verhältnisse konnten bisher noch nicht untersucht werden.

heblichen Aufwandes an Material derartige Freilandkäfige nur in beschränkter Anzahl hergestellt und benutzt werden. Trotz der guten Entwicklung der Schnecken in den Sommerkäfigen sind aber manche Zuchten doch nicht über die ausgewachsenen Tiere der ersten Filialgeneration hinausgekommen. Immerhin konnten allerhand Ergebnisse erzielt werden, die zum Verständnis der Zusammensetzung der Population beitragen.

Seit den klassischen Versuchen von A. Lang an *Cepaea hortensis* Müll. (10, pag. 485—496) ist bekannt, daß der ungebänderte Zustand der Schale über jegliche Form von Bänderung dominiert und daß die 5 Bänder zusammen eine untrennbare Vererbungseinheit darstellen, die sich als rezessives Merkmal vererbt. Mit diesem Ergebnis läßt sich die in den angelegten Zuchten von derartigen Tieren erzielte Nachkommenschaft sämtlich in Einklang bringen, so daß sie als eine gewisse Bestätigung der früheren Untersuchungen angesehen werden können. Von 2 Paaren fünfbändriger Exemplare wurde eine einheitliche Nachzucht ebensolcher Tiere gewonnen. Kopulationen mehrerer Paare ungebänderter Schnecken ergaben in allen Fällen eine aus ungebänderten und aus fünfbändrigen Jungen zusammengesetzte Nachkommenschaft; wenige Tiere hatten sogar verschmolzene Bänder. Offenbar waren zufällig die Elterntiere heterozygot und enthielten das Merkmal der Fünfbändrigkeit als rezessiven Vererbungsfaktor. Dasselbe gilt auch für eine ungebänderte Schnecke, die zusammen mit einer fünfbändrigen ebenfalls eine solche gemischte Nachkommenschaft hatte. Dagegen brachte ein anderes aus einem ungebänderten und einem fünfbändrigen Tier bestehendes Paar nur ungebänderte Junge, was nach A. Langs Versuchen auf reinerbige Eltern schließen läßt.

Die vorhandenen bis zur Geschlechtsreife aufgezogenen Albinos, und zwar ungebänderte und solche mit 5 hyalinen Bändern versehene, wurden ausnahmslos mit pigmentierten bänderlosen Schnecken gekreuzt. Unter den Jungen befand sich in der ersten Generation kein einziger Albino. Diese Nachzucht war meist aus pigmentierten Tieren mit ungebänderter Schale und solchen mit 5 braunen Bändern zusammengesetzt. Das zeigt, daß in diesen Fällen die ungebänderten Elterntiere die Fünfbändrigkeit als rezessiven Vererbungsfaktor enthielten. Bemerkenswert ist die Nachkommenschaft eines aus einer pigmentierten ungebänderten Schnecke und einem Albino mit 5 hyalinen Bändern bestehenden Paares. Die Jungen waren ausnahmslos pigmentiert und ungebändert. Die F_2 -Generation aber spaltete auf. Sie bestand aus pigmentierten und unpigmentierten Tieren mit ungebänderter Schale und einem pigmentierten Exemplar mit 5 braunen Bändern. Der Pigmentmangel ist also rezessiv vererbt worden. Es mag nur Zufall sein, daß innerhalb dieser F_2 -Generation gerade gebänderte Albinos, die dem albinotischen Ausgangstier gleichen, gänzlich fehlten. Somit sind gleichzeitig zwei voneinander unabhängige rezessive Merkmale, der Pigmentmangel und die Fünfbändrigkeit, die in dem einen Elter vereinigt waren, bei der Nachkommenschaft wieder aufgetreten.

Für die Kreuzungsversuche an Schnecken mit verschmolzenen Schalenbändern reichten die von der Sanddüne auf Rügen stammenden und aufgezogenen Jungtiere von *Cepaea hortensis* Müll. nicht aus, so daß sie durch Zuchten von ebenso aufgezogenen Schnecken verschiedener Herkunft ergänzt werden mußten. Dabei ergab sich, daß bei der Erscheinung einer Ver-

schmelzung von Bändern vermutlich mehrere verschiedene Komponenten zu unterscheiden sind. Die in diesem Zusammenhang angestellten Versuche reichen zur endgültigen Klärung des Fragenkomplexes nicht aus, und die Ergebnisse können nur als vorläufig gewertet werden. Auf alle Fälle vererbt sich nach den Zuchtergebnissen aber das Zusammenfließen mehrerer Schalenbänder dominant gegenüber einer Verschmelzung von weniger Bändern. Anscheinend kann eine Allelenreihe aufgestellt werden, bestehend aus den Bändervarianten (12345), (123)(45), (12)3(45), (12)345, 12345; dabei vererbt sich jede von diesen Bändervarianten dominant gegenüber allen folgenden. Auch das Merkmal (12)345 eines Albinos erwies sich als dominant gegenüber 12345 des pigmentierten Partners. Die Stellung der Formeln (123)45 und 123(45) konnte nicht geklärt werden; es ist anzunehmen, daß sie auch in die genannte Reihe gehören.

Unabhängig von der Art der Verschmelzung verschiedener Bänder dürfte jedoch die Eigenschaft der Schnecken sein, im Verlauf des Wachstums die Bänder streckenweise getrennt oder verschmolzen verlaufen zu lassen. Schon bei ganz jungen Tieren braucht eine Bänderverschmelzung nicht gleichzeitig zu beginnen, wie auch die Entwicklung der einzelnen Bänder nacheinander erfolgt, allerdings stets unter Vorantritt des dritten Bandes. Da in der untersuchten Population neben Tieren mit verschmolzenen und solchen mit getrennten Schalenbändern auch Schnecken vorhanden waren, auf deren Schalen die Bänder zunächst getrennt sind und erst bei weiterem Wachstum der Schale zusammenfließen, wurde anfänglich vermutet, daß es sich bei letzteren möglicherweise um intermediäre Formen handeln könne. Da ferner allgemein bei *Cepaea hortensis* Müll. leicht Serien von Schalen zusammenzustellen sind, bei denen das Zusammenfließen der Bänder in zunehmendem Ausmaß verschieden früh beginnt, so könnte man sogar an eine Polymerie gleichgesinnter Erbfaktoren denken, um die Entstehung der Merkmalsprogression zu erklären. Die Zuchten boten jedoch keine Anhaltspunkte für die Annahme einer derartigen polymer bedingten Ausgestaltung des Merkmals. Vor allem fanden sich in der Nachkommenschaft von Schnecken mit ganz verschmolzenen Schalenbändern und mit stets getrennter Bänderung keinerlei Tiere, auf deren Schale die Bänder erst im Verlauf des Wachstums zusammenfließen. Auch sonst konnten keine Schnecken in den entsprechenden Zuchten festgestellt werden, die in bezug auf das Merkmal einer Verschmelzung der Bänder intermediär zwischen den Elterntieren stehen. Es ließ sich aber eine besondere Reihe aufstellen und zwar: Frühzeitige Verschmelzung der Schalenbänder, spätere Verschmelzung der Schalenbänder, keine Verschmelzung der Schalenbänder; bei dieser Reihe dominiert ebenfalls ein Merkmal über die folgenden. Ein mehrfacher Wechsel von Zonen verschmolzener Bänder mit solchen getrennter Bänder konnte nicht geprüft werden; jedoch vererbt sich das streckenweise Verschwinden von Bändern wieder dominant. Weiterhin ist bei *Cepaeen* gelegentlich zu beobachten, daß sich die Schalenbänder nur unmittelbar vor der Schalenmündung kurz berühren; sonst können sie vollständig getrennt oder einzelne von ihnen verschmolzen sein. Dieses Merkmal konnte in der Dünenpopulation nicht festgestellt werden; es vererbt sich ebenfalls und zwar dominant gegenüber dem Fall, daß die Bänder sich bis zuletzt nicht berühren. Aus diesen Versuchen über die Erbllichkeit der Ver-

schmelzung von Schalenbändern dürfte hervorgehen, daß diese Erscheinung komplizierter ist, als es zuerst den Anschein hat, und daß bei ihr mehrere verschiedene Merkmale unterschieden werden müssen. Die Anlage weiterer Versuchsserien ist nötig, um die gewonnenen Ergebnisse endgültig sicherzustellen.

Erschwert wird die Untersuchung der Verschmelzung von Schalenbändern bei *Cepaea hortensis* Müll. teilweise noch dadurch, daß beim Auftreten dieser Erscheinung außer den genotypischen Ursachen gelegentlich auch phänotypische Einflüsse mitwirken können. Zwar ist die Anordnung des Pigments in den Schalenbändern allein genotypisch bedingt; doch die Quantität des abgelagerten Pigmentes kann wahrscheinlich auch durch den Biotop beeinflußt werden. Nach noch nicht abgeschlossenen Untersuchungen hat nämlich phänotypische Beeinflussung des Stoffwechsels eine Wirkung auf die Quantität des beim Schalenwachstum jeweils in den Bändern abgelagerten Pigmentes, also auf die Intensität der Bänder; manchmal ist dabei die Pigmentablagerung am Rand der einzelnen verschmolzenen Bänder so schwach, daß diese weniger stark ineinander zu laufen scheinen. Es ist also zweifellos die Eigenschaft des Verschmelzens der Bänder an sich vererbt worden; nur ist durch die phänotypisch schwächere Bildung von Pigment in den Randzonen der Bänder so wenig Farbstoff abgelagert worden, daß die Bänder nicht restlos verbunden erscheinen. Allerdings können an demselben Standort Unterschiede dieser Art nicht vorkommen, wohl aber zwischen den im Freiland herangewachsenen Elterntieren und ihrer in Gefangenschaft herangezogenen Nachkommenschaft.

Die Zahl der Albinos und der Tiere mit verschmolzenen Schalenbändern ist innerhalb der geprüften Dünenpopulation von *Cepaea hortensis* Müll. zahlenmäßig recht gering. Aus ihrem Verhältnis zu den pigmentierten Schnecken beziehungsweise denjenigen mit getrennten Schalenbändern können zur Zeit keine Schlüsse gezogen werden. Dagegen scheint das innerhalb dieser bestehende zahlenmäßige Verhältnis der beiden hauptsächlich vorkommenden Mutanten, der ungebänderten und der fünfbändrigen Schnecken zueinander, für die Beurteilung der Freilandpopulation von Bedeutung zu sein. Wenn man nämlich die Anzahl der Tiere aller fünfbändrigen Varianten ohne Rücksicht auf Pigmentgehalt und eine etwaige Verschmelzung von Schalenbändern zusammenzählt, so ergibt das bei dem gesammelten Material im ganzen 206 Exemplare. Das ist ungefähr ein Viertel aller überprüften Tiere. Daß beim Einsammeln der Population auf der Düne nicht etwa dadurch ein Fehler entstanden ist, daß auf die eine oder andere Mutante besonders geachtet und diese dann vermehrt gesammelt worden ist, ist nicht anzunehmen. Gebänderte und ungebänderte Tiere waren gleich gut zu sehen. Das Ergebnis konnte außerdem nicht vorausgesehen werden, und das zahlenmäßige Verhältnis von gebänderten und ungebänderten Schnecken war auch gar nicht der ursprüngliche Anlaß zu der Beschäftigung mit der betreffenden Population. Man ist vielleicht zu der Annahme berechtigt, daß von den 594 ungebänderten anderen Schnecken ebenfalls etwa 200 reinerbig ungebändert sind; die übrigen bänderlosen Tiere, also die Hälfte des ganzen Schneckenbestandes, enthielten dann das Merkmal der Fünfbändigkeit als rezessiven Vererbungsfaktor. Diese Zusammensetzung der Population dürfte nicht zufällig sein, sondern darauf hindeuten, daß die beiden so verschieden aussehenden Varianten mit ungebänderter und fünfbändriger Schale in bezug auf ihre Eignung für die Umwelt

der betreffenden Population gleichwertig sind und daß sich innerhalb dieser ein gewisses Gleichgewicht in der Verteilung der beiden Mutanten herausgebildet hat. Die Population wäre dann zur Hälfte reinerbig und zwar zu gleichen Teilen gebändert und ungebändert, zur anderen Hälfte aber mischerbig mit der Bänderlosigkeit als dominantes Merkmal. Das Auffinden einer derartigen Verteilung innerhalb einer Freilandpopulation von *Cepaea hortensis* Müll. erscheint immerhin bemerkenswert.

Die durch Färbung und Bänderung ihrer Schale so unterschiedlichen Mutanten der *Cepaea* sind nicht immer gleich gut für das Leben an den einzelnen Biotopen geeignet. Durch Selektion können dann für den Standort ungeeignete Mutanten ausgemerzt werden; so sind beispielsweise durch gefiederte Feinde, die sich in der Nahrungssuche durch das Auge leiten lassen, die jeweils auffälligen Varianten gefährdet (¹, pag. 305—314). Populationen der *Cepaea*-Arten, die sich während längerer Zeiten ungestört entwickeln konnten, pflegen häufig nur wenige verschiedene Mutanten zu enthalten, und andererseits sind vielfach durch Einschleppung in jüngster Zeit entstandene neue Populationen der Tiere durch ein Zusammentreffen zahlreicher und auffallend verschiedener Mutanten gekennzeichnet*). Es ist allerdings bemerkenswert, daß bei *Cepaea hortensis* Müll. gerade die beiden extremen Bändervariationen 00000 und 12345 bei gelber Schalenfärbung besonders häufig in abgelegenen, nur durch wenige Varianten gekennzeichnete Populationen zusammen vorkommen; das ist besonders in Ostdeutschland der Fall (¹, pag. 301—302), viel seltener in Westdeutschland. Die beiden Mutanten müssen also für ihre Biotope in den betreffenden Gegenden gleich gut geeignet sein und denselben Vitalitätswert besitzen. Das dürfte auch für die Sanddüne an der Küste Rügens zutreffen. Daß aber nicht in allen Dünenpopulationen von *Cepaea hortensis* Müll. dieselben Verhältnisse herrschen, zeigt eine ebenfalls gleichmäßig zusammengesetzte Population der Art, die S. Jaeckel am Strand zwischen Prerow und Darsser Ort in Vorpommern beobachtet hat (⁹, pag. 171—172); nach der Schilderung ist aber der Fundort anscheinend stärker bewachsen, denn es wird das Vorkommen von dichten Büschen des Meersensfs (*Cakile maritima* Scop.) erwähnt, die den Schnecken guten Schutz gewähren und die auf der Düne bei Thiessow fehlen. Zwischen Prerow und Darsser Ort fanden sich neben fünfbandrigen Exemplaren nur noch solche mit mehr oder weniger verlöschendem zweitem Band und wenige, bei denen die beiden obersten Bänder verschmolzen sind; ein Albino würde neben 145 pigmentierten Schnecken gefunden. Schnecken mit ungebänderter Schale fehlen dort vollkommen. Dasselbe gilt für das Vorkommen von *Cepaea hortensis* Müll. auf der nicht weit von Rügen entfernten Insel Greifswalder Oie, auf der W. Herold gar nur drei Bändervarianten der Art, alle mit gelber Grundfarbe der Schale, antraf und zwar 12345, 123(45) und (12)3(45) (⁷, pag. 47). In diesem Zusammenhang ist vielleicht bemerkenswert, daß A. E. Boycott bei *Cepaea nemoralis* L. in einer Population an der Küste bei Land's End in der südwestenglischen Graf-

*) Neuerdings hat W. C. van Heurn eine isolierte Population von *Cepaea nemoralis* L. in Holland zwischen Leiden und dem Dorf Voorschoten innerhalb von drei Jahren (1941—1943) kontrolliert und in dieser Zeit eine gewisse, wenn auch nicht hochgradige Konstanz in ihrer Zusammensetzung aus verschiedenen Bänder- und Farbvarianten festgestellt⁸⁾.

schaft Cornwall eine Zunahme von Exemplaren mit fünfbändriger Schale gegenüber bänderlosen Tieren und solchen mit der Bänderformel 00300 auf Sandboden gegenüber einem etwas weiter oberhalb befindlichen Vorkommen der Art auf Grasboden feststellen konnte³⁾. Dieses Vorherrschen der fünfbändigen Tiere bezog sich sowohl auf solche mit gelber als auch mit roter Grundfarbe der Schale, während allgemein im Verhältnis zu den rotschaligen Tieren die gelbschaligen auf dem Sandboden häufiger als auf dem Grasboden waren. Außer der Verschiedenheit zwischen Sandboden und Grasnarbe waren beide Fundorte von demselben Charakter; daß der Sandboden jedoch für das Gedeihen der Art weniger günstig war, zeigte die geringe Größe der Tiere an dieser Stelle. In diesem beschränkten Gebiet hat offenbar eine Selektion der Mutanten von *Cepaea nemoralis* L. auf dem Sandboden durch die Umweltfaktoren stattgefunden. Doch ist es zur Zeit noch nicht möglich, Näheres über die Art der Selektion anzugeben.

Zusammenfassung

1. *Cepaea hortensis* Müll., die empfindlicher gegen Sonnenbestrahlung als *Cepaea nemoralis* L. ist, findet sich wie im Norden an der Küste Schottlands auch an der deutschen Ostseeküste etwa vom 12. östl. Längengrad ab ostwärts häufig als Bewohner von Sanddünen an der Meeresküste. Eine solche, ziemlich abgeschlossene Population von *Cepaea hortensis* Müll. wurde an der Südküste der Insel Rügen untersucht.
2. Innerhalb der Population unterscheiden sich die Tiere durch drei Merkmalsgruppen:
 - a) Tiere mit ungebänderter und fünfbändriger Schale,
 - b) pigmentierte Tiere und Albinos,
 - c) ein Verschmelzen der Schalenbänder in verschiedenem Grad bei manchen Schnecken.
3. Die Verteilung der Varianten innerhalb der Population und die angelegten Zuchten der Schnecken ließen erkennen, daß die drei Merkmalsgruppen unabhängig voneinander bei den einzelnen Tieren auftreten und die Eigenschaften nicht etwa als Erbinheiten miteinander gekoppelt sind.
4. Bänderlosigkeit der Schale vererbt sich dominant gegenüber der Fünfbänderigkeit, wie bereits A. Lang durch seine klassischen Versuche gezeigt hat.
5. Pigmentmangel vererbt sich als rezessive Eigenschaft gegenüber Vorhandensein von Pigment.
6. Bei der Verschmelzung der Bänder können verschiedene Erbfaktoren mitwirken; der diesbezügliche Fragenkomplex konnte nicht in allen Einzelheiten endgültig geklärt werden.
 - a) Die Bänderformen (12345), (123)(45), (12)3(45), (12)345, 12345 bilden eine Allelenreihe, bei der jede dieser Varianten sich dominant gegenüber allen folgenden vererbt.
 - b) Unabhängig von der Art der Verschmelzung verschiedener Bänder ist die Eigenschaft der Schnecken, im Verlauf des Wachstums die Bänder streckenweise getrennt oder verschmolzen verlaufen zu lassen. Eine besondere Reihe besteht aus den erblichen Eigenschaften: Frühzeitige Verschmelzung der Schalenbänder, spätere Verschmelzung der Schalen-

bänder, keine Verschmelzung der Schalenbänder, wobei jedes Merkmal gegenüber den folgenden dominiert.

- c) Nach noch nicht abgeschlossenen Untersuchungen kann die Quantität des Pigments auch phänotypisch beeinflusst werden, nicht jedoch die Anordnung des Pigments, die allein genotypisch bedingt ist. Infolge schwächerer Pigmentablagerung können verschmolzene Schalenbänder in der Randzone mitunter weniger stark ineinanderlaufen. •
7. In der untersuchten Freilandpopulation auf Rügen ist die Zahl der Albinos und der Tiere mit verschmolzenen Schalenbändern zahlenmäßig recht gering. Unter Zusammenfassung aller Varianten mit fünf Schalenbändern besteht die Population zu einem Viertel aus solchen Schnecken, während die übrigen ungebändert sind. Es ist zu vermuten, daß die Hälfte der Population reinerbig ist und zwar zu gleichen Teilen gebändert und ungebändert, zur anderen Hälfte aber mischerbig, mit der Bänderlosigkeit als dominantes Merkmal. In bezug auf die Umweltfaktoren scheinen die ungebänderten und fünfbändrigen Schnecken trotz ihres verschiedenen Aussehens gleichwertig zu sein, und in der Population dürfte ein Gleichgewicht eingetreten sein.

Literatur

- 1) C. R. Boettger, Die Entstehung von Populationen mit bestimmter Variantenzahl bei der Landschneckengattung *Cepaea* Held. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre, Bd. LVIII, Heft 3/4, Berlin 1931, pag. 295—316.
- 2) C. R. Boettger, Die seit dem Pleistozän erfolgte Änderung in der geographischen Verbreitung je einer bestimmten Mutante der Landschneckenarten *Cepaea nemoralis* L. und *Bradybaena fruticum* Müll. Festschrift O. Kleinschmidt. (Im Druck.)
- 3) A. E. Boycott, An Apparent Selection of Forms of *H. nemoralis* by Adverse Conditions. Journ. of Conch., Vol. XIV, No. 4, Leeds 1913, pag. 100.
- 4) A. E. Boycott, The Habits of Land Mollusca in Britain. Journ. Ecology, Vol. XXII, No. I, Cambridge 1934, pag. 1—38.
- 5) C. Diver, Mollusca Genetics. Proc. Sixth International Congr. Genetics, Vol. 2, Menasha, Wisc. 1933, pag. 236—238.
- 6) R. A. Fisher and C. Diver, Crossing-over in the Land Snail *Cepaea nemoralis*, L. Nature, Vol. CXXXIII, London 1934, pag. 834—835.
- 7) W. Herold, Faunistische Notizen von den Inseln Usedom und Wollin. II. Dohrniana, 18. Bd., Stettin 1939, pag. 42—50.
- 8) W. C. van Heurn, Stabilität von populations van *Cepaea nemoralis* (L.). Basteria, Vol. 8, Lisse 1943, pag. 59—63; Vol. 9, No. 3—4, Lisse 1945, pag. 39—43.
- 9) S. Jaeckel, Zur Ökologie der Mollusken des Darsses. Arch. Molluskenk., 68. Jahrg., Frankfurt a. M. 1936, pag. 167—193.
- 10) A. Lang, Über Versuche zu Untersuchungen über die Varietätenbildung von *Helix hortensis* Müller und *Helix nemoralis* L. Denkschr. Med.-Naturwiss. Ges. Jena, XI. Bd., Jena 1904, pag. 437—506.
- 11) C. Oldham, *Cepaea hortensis* (Mueller) and *Arianta arbustorum* (L.) on blown sand. Proc. Malac. Soc. London, Vol. XVIII, Part IV, London 1929, pag. 144—146.

Nachdem die hier veröffentlichte Arbeit bereits gesetzt war, erschien eine Bearbeitung der *Cepaea*-Arten der westlich von Rügen gelegenen Insel Hiddensee (F. A. Schilder: Die Ursachen der Variabilität bei *Cepaea*. Biolog. Zentralbl., Bd. 69, Leipzig 1950, pag. 79—103). In dieser sehr gründlichen Studie werden die im Jahr 1949 an verschiedenen Fundstellen auf Hiddensee beobachteten Populationen von *Cepaea* zusammengestellt, sowie variationsstatistisch überprüft und ausgewertet. In ihr werden jedoch die in der vorliegenden Arbeit im einzelnen besprochenen Fragen nicht näher berührt, so daß ein Hinweis auf die Neuerscheinung an dieser Stelle genügt.